Beiträge

zur

Mechanik des quergestreiften Muskels

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der

Medizin, Chirurgie und Geburtshilfe

unter dem Präsidium

von

Dr Paul von Grützner

o.ö. Professor der Medizin, Vorstand des Physiolog. Instituts der Universität Tübingen

der medizinischen Fakultät in Tübingen

vorgelegt von

Johannes Hartmann

approb. Arzt aus Zwickau Sa.

ACAD. LIBRARY BERL

Tübingen 1903

Verlag von Franz Pietzcker.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der Universität Tübingen.

Referent: Professor Dr v. Grützner.

15. Mai 1903.

BUCHDRUCKEREI G. SCHNÜRLEN TÜBINGEN

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547018_0141

Einleitung.

Die Zahl der in den letzten Dezennien angestellten Untersuchungen über die Mechanik des quergestreiften Muskels ist eine ausserordentlich grosse, und alle diese Arbeiten haben eine derartige Fülle von Einzelheiten ergeben, dass es sehr schwer hält, sich in diesem grossen und schwierigen Gebiete gründlich zu orientieren.

Aus dieser grossen Menge von Untersuchungen ragen einige Werke von fundamentaler Bedeutung ganz besonders hervor und unter diesen sind vor allem zu nennen die grundlegenden Arbeiten von Eduard Weber[1]) über die wichtigsten Gesetze der Muskelthätigkeit unter verschiedenen Bedingungen. Die ersten zeitmessenden Arbeiten über Muskelthätigkeit sind an den Namen von Helmholtz[2]) geknüpft, während die von Weber angeschnittene Frage nach den Beziehungen zwischen der Grösse der Erregung einerseits und der Wirkung andererseits hauptsächlich von Fick[3]) und Heidenhain[4]) bearbeitet wurde. Die genannten Forscher zeigten unter Anderem, dass die vom Muskel erzielte Ar-

1) E. Weber, Muskelbewegung, Wagners Handwörterbuch der Physiologie. Bd. 3, S. 1, 1846.

2) H. Helmholtz, Messungen über den zeitlichen Verlauf der Zuckung animalischer Muskeln etc. etc. Joh. Müllers Archiv 1850. S. 276.

3) A. Fick, Über die Änderung der Elastizität des Muskels während der Zuckung. Pflügers Archiv. Bd. 4. S. 301. 1871.

Ders. Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1882.

4) R. Heidenhain, Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. Leipzig, 1864.

beitsleistung mit zunehmender Spannung und Belastung steigt, wobei sie zugleich die Versuchsbedingungen in mannigfachster Weise modifizierten. Heidenhain wies ferner auf den arbeitsfördernden Einfluss der Anfangsspannung hin und prüfte die geleistete Arbeit des Muskels nicht allein nach der Hubhöhe der belastenden Gewichte und der Verkürzung des Muskels, sondern auch nach der bei der Contraktion gebildeten und freiwerdenden Wärme, während Fick, ganz abgesehen von seinen wichtigen Untersuchungen über wesentlich das gleiche Thema, das sogenannte isometrische und isotonische Verfahren in die Wissenschaft einführte, wodurch einmal die Spannungsänderungen des Muskels bei gleicher Länge und dann die Längenänderungen bei gleicher Spannung geprüft wurden.

An die oben erwähnten grundlegenden Arbeiten schliesst sich nun eine ausserordentlich grosse Anzahl neuerer Untersuchungen an, die viele einzelne interessante Thatsachen ans Licht brachten, welche auf die Lehre über das Wesen der Muskelcontraktion und die dabei sich abspielenden Prozesse einen klärenden, wenn auch noch bei weitem nicht alles erklärenden Einfluss hatten.

Die Lehre von der Muskelcontraktion hat ihren grössten Aufschwung genommen seit der Einführung der graphischen Methoden in die Technik und um eine Aufzeichnung zu ermöglichen, muss der Muskel in irgend einer Weise sich verkürzen können.

Ich erwähnte schon oben die von Fick eingeführte Anordnung des isometrischen Verfahrens in die Technik, wobei bekanntlich die Länge des Muskels konstant oder doch nahezu konstant bleibt und einen Zug auf eine Feder ausübt, deren Spannung aufgezeichnet wird. Die entgegengesetzte Anordnung stellt das isotonische Verfahren dar, bei dem die Verkürzung sowie der zeitliche Verlauf des Zuckungsvorgangs registriert wird bei stets gleich bleibender Spannung. Eine

weitere interessante Versuchsanordnung stellt das auxotonische Verfahren dar, bei dem der Muskel mit zunehmender Verkürzung eine stets wachsende, jedoch sich nicht plötzlich, sondern continuierlich steigernde Spannung, resp. Belastung zu überwinden hat. Derartige Versuche mit dem auxotonischen Verfahren sind besonders von C. G. Santesson[1]) angestellt worden und dieselben werden wir später noch genauer zu berücksichtigen haben.

Es wäre vielleicht ein Wort zu sagen über die beim isotonischen Verfahren zur Verfügung stehenden Vorrichtungen. Die ersten Vorrichtungen, deren sich Fick und auch Marey bedienten, bestanden darin, dass ein Gewicht nahe dem Drehpunkt angriff, wodurch die Schleuderungen, wenn auch nicht vermieden, so doch erheblich vermindert werden, die unvermeidlich grösser sind, wenn das spannende Gewicht unter dem Ansatz des Muskels am Schreibhebel angreift. Aber auch diese Anordnung von Fick und Marey war nicht vollkommen, da selbst bei ihr der störende Einfluss der Trägheit der Massen nicht zu verkennen ist. Diese Fehlerquelle wurde dann ausgeschaltet durch die Myographien, die von Marey, Place, Brücke und Anderen[2]) konstruiert wurden, dabei aber eine neue eingeführt. Sie ersetzten das spannende Gewicht durch eine Feder, die unterhalb des Muskels am Schreibhebel angriff. Damit waren jedoch nicht isotonische Kurven im Sinne Ficks zu erzielen, sondern die damit gewonnenen Kurven stellen vielmehr auxotonische Kurven im Sinne Santesson's dar, da ja mit zunehmender Dehnung die Feder auch an Spannung zunimmt.

In gewissem Sinne stehen diese Zuckungen in Analogie

---

1) C. G. Santesson, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung einiger Variabeln auf die mechanische Leistung des Muskels. Skandinavisches Archiv für Physiologie, Bd. 1. S. 3. 1889.

2) Litteratur in Hermanns Handbuch, Bd. 1. Tl. I. S. 36.

mit den von v. Kries[1]) gewonnenen Belastungszuckungen, resp. deren Umkehrungen, den Ablastungszuckungen, insofern als bei beiden die Spannung während der Contraktion verändert wird, jedoch mit dem durchgreifenden Unterschied, dass in dem Falle der auxotonischen Anordnung der Spannungswechsel langsam und kontinuierlich, im anderen Falle aber plötzlich vor sich geht.

Während nun dem Ideal der wahren Isotonie das von Grützner[2]) angegebene Federmyographion so nahe kommt, dass man damit das Problem der isotonischen Versuchsanordnung sowohl praktisch als auch theoretisch als gelöst betrachten kann, liegt es in der Natur der Sache begründet, dass eine isometrische Versuchsanordnung nie das Ideal absoluter Isometrie wird erreichen können, wenn anders nicht die Methode der graphischen Registrierung durch eine völlig andre und neue ersetzt werden würde. Denn zur Zeichnung einer Kurve ist eben eine, wenn auch noch so kleine Verkürzung des Muskels unumgänglich nötig und es stellt so die isometrische Kurve im Grunde genommen eine mehr oder weniger stark vergrösserte Verkürzungsaufzeichnung dar. Trotzdem ist das isometrische Verfahren als ein sehr genauer und brauchbarer Indicator anzusehen für die Veränderungen der Spannung während des Ablaufs der Muskelaktion. Wie schon erwähnt, wurde dieses Verfahren von Fick eingeführt und ihm verdanken wir ja auch nächst Helmholtz die ersten und wertvollsten Angaben über die Spannungsverhältnisse im tätigen gereizten Muskel.

Fick bediente sich bei seinen Untersuchungen eines Spannungsschreibers, der im wesentlichen auf der Biegungselastizität eines Glasstreifchens beruhte. Jedoch war einerseits

1) J. v. Kries, Untersuchungen zur Mechanik u. s. w. Archiv für (Anatomie und) Physiol. 1880. S. 348–374.

2) P. Grützner, Ein neues Myographion, Archiv für die ges. Physiologie. Bonn, 1887. Bd. 41. S. 281 ff.

die Spannungszunahme nicht ganz proportional, andrerseits zeigten sich auch in einem zweiten, verbesserten Apparat Undulationen, die nach Ficks Ansicht sich durch Eigenschwingungen des ganzen Systems erklärten. Es folgen dann eine Reihe teilweise auf völlig andere Prinzipien sich gründende Spannungszeichner, der von Bernstein[1]) konstruierte, der nach dem Prinzip der hydrostatischen Wage gebaut ist. Ferner hat Blix[2]) einen Spannungszeichner angegeben, der zu gleicher Zeit in einer einzigen Kurve Spannung und Länge des Muskels registriert. Ein zweiter von Blix[3]) angegebener Spannungszeichner gründet sich auf die Torsionselastizität eines cylindrischen Stabes und derselbe zeigte nicht nur proportionale Ausschläge bei gleichen Spannungsvermehrungen, sondern gestattete auch leicht, vom isotonischen zum isometrischen Verfahren überzugehen und umgekehrt. Andererseits waren jedoch auch diese Kurven durch Eigenschwingungen des Apparates deformiert.

Weiter sind Spannungszeichner angegeben worden von Schönlein, beschrieben von Schenck[4]), ferner ein weiterer von Gad und Heymans[5]) und noch von verschiedenen anderen, auf die einzugehen ich mir wohl versagen kann, da dieselben von Bürker[6]) zusammengestellt worden sind.

---

1) J. Bernstein, Ueber den Einfluss der Reizfrequenz auf die Entwicklung der Muskelkraft. Archiv für (Anat. u.) Physiol. 1883. Suppl.-Bd. S. 90 und Tafel VI.

2) M. Blix, Zur Frage, ob Wärme bei der Muskelcontraktion sich in mechanische Arbeit umsetze. Zeitschrift f. Biologie. S. 246. Bd. 21. 1885.

3) M. Blix, Die Länge und Spannung des Muskels. Skandin. Archiv für Physiol. Bd. 3. S. 303. 1891.

4) F. Schenck, Ein Apparat zur Verzeichnung der Länge und Spannung des Muskels. Pflügers Archiv Bd. 52. S. 108. 1892.

5) J. Gad u. J. F. Heymans, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz. Archiv für (Anat. u.) Physiologie 1890. Supplem.-Bd. S. 66.

6) K. Bürker, Experimentelle Untersuchungen über Muskelwärme. Dritte Abhandl. Ein einfacher Muskelspannungszeichner. Pflügers Archiv für d. ges. Physiologie. Bd. 88. S. 107 ff. 1902.

Bürker selbst hat einen Spannungszeichner konstruiert, der in der oben genannten Arbeit (zugleich mit einer sehr sorgfältigen Funktionsprüfung desselben) veröffentlicht worden ist. Der Apparat beruht im wesentlichen auf dem Prinzip der Torsionselastizität einer an beiden Enden festgeklemmten Feder. Auf der Mitte einer flachen etwa 2 mm breiten und 10 cm langen Stahlfeder sitzt nämlich ein kleines Röllchen, über welches ein biegsamer, aber unausdehnbarer Nickelindraht zum Muskel führt. Nimmt die Spannung des Muskels zu, so verdreht sich die Feder ein wenig, indem sich zugleich das Röllchen unter Abwickelung des Drahtes ein wenig mitdreht. Die Spannkraft der Feder kann durch verschiedene Mittel (s. u.) vergrössert und verkleinert werden.

Es sind in diesem Apparate alle die Anforderungen erfüllt, welche an einen Spannungschreiber gestellt werden müssen und das ist: »proportionale Zunahme der geweckten »Spannung unter Vermeidung von Reibung, Starrheit der den »Muskel mit dem Apparat verbindenden Teile, möglichst ge»ringe Verkürzung des Muskels, Ausschliessung entstellender »Eigenschwingungen der schreibenden Vorrichtung.«

Dieser Spannungszeichner stellt wohl ohne Frage gegenüber den früheren einen wesentlichen Fortschritt dar und da nun mit der Vervollkommnung der Apparate und der Methodik vielfach ein Fortschritt in der Erkenntnis vom Wesen der Vorgänge verknüpft ist, so lag es nahe, mit diesem besseren Apparate einige Fragen der Spannungsverhältnisse einer erneuten Prüfung zu unterziehen.

Auf Anregung und unter Anleitung von Herrn Professor v. Grützner stellte ich derartige Versuche im hiesigen physiologischen Institut grösstenteils im Sommersemester 1902 und teilweise auch noch im darauf folgenden Winter- und Sommersemester an.

I. Teil.

Abhängigkeit der erreichten Spannung von der Länge und Stärke der zur Torsion verwendeten Feder.

Die erste Frage, der ich mich zuwendete, war die, ob und in welchem Sinne die bei der Contraktion erzielte Höhe der Spannung abhänge von dem Grade und der Art der Verkürzung, welche dem Muskel bei isometrischem Verfahren in mehr oder weniger hohem Masse gestattet wurde.

Dazu war es also zunächst notwendig, die ausserordentlich kleinen Verkürzungen des Muskels, welche bei der Aufzeichnung isometrischer Zuckungen stattfinden, innerhalb bestimmter Grenzen zu verändern. Ich benutzte dazu einmal eine verschiedene Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks, andrerseits eine schwache Feder gegenüber der starken. Es ist ohne weiteres klar, dass der Muskel, dessen geringfügige Verkürzung man nicht ohne weiteres sehen kann, sich um so mehr verkürzt, je mehr sich die Feder verdreht und je grösser demnach der Ausschlag des Schreibhebels ist. Da nun bei gleicher Spannung der Ausschlag des Schreibhebels um so grösser wird, je länger das zur Torsion verwendete Federstück ist, so ergibt sich, dass der Muskel sich dann am meisten verkürzen kann, wenn das Federstück, das zur Torsion verwendet wird, am längsten ist.

Ganz in ähnlicher Weise verhält es sich natürlich mit der starken Feder gegenüber der schwachen, wobei die starke Feder, die ich im folgenden mit Feder A bezeichnen will, sich zur schwachen Feder B verhielt wie ein kurzes zu einem langen Stück ein und derselben Feder. Beide Federn waren von gleicher Länge, (ca. 10 cm) gleicher Breite, 2,1 mm, die starke Feder A 0,2 mm dick, die schwache Feder B 0,09 mm dick. Für beide Federn wurden für alle zur Verwendung

kommenden Längen empirische Spannungsskalen hergestellt, die einen bequemen Maasstab zur späteren Auswertung der Zuckungskurven abgaben und deren Proportionalität recht zufriedenstellend war.

Die Versuchsanordnung, welcher ich mich bediente, war kurz folgende:

In den primären Stromkreis eines gewöhnlichen Du Bois-Reymond'schen Schlitteninduktoriums mit Eisenkern, welches mit einem Leclanché'schen Element in Verbindung stand, war ein der Schliessung, resp. Öffnung dienender Contakt in der Weise eingeschaltet, dass auf dem Uhrwerk eines grossen Hürthle'schen Kymographion's unter der Peripherie der Trommel zwei der Peripherie parallele, von einander isolierte Metallbacken befestigt waren, über welche eine Drahtbürste glitt, die an der unteren Peripherie der Trommel befestigt war. Hierdurch wurde der Strom geschlossen und bald darauf geöffnet. Befanden sich mehrere Drahtbürsten an der Trommel, so wurde jedesmal, wenn eine solche über die Metallbacken glitt, der Strom geschlossen und geöffnet. Die beiden Enden der sekundären Spule gingen zum Nerven resp. zum Muskel, der in einer feuchten Kammer mit dem Spannungszeichner fest verbunden, immer maximal gereizt wurde.

Um ein Einreissen des Muskels bei Einsetzen der Erregung möglichst zu vermeiden, wurde der Muskel und dessen Sehne mit dem durchgestochenen Haken des Spannungszeichners durch einen Faden fest verknüpft. Aus dieser Anordnung geht hervor, dass der Strom stets an derselben Stelle des rotierenden Cylinders geschlossen und geöffnet wurde und dadurch war es sehr leicht, eine Reihe von Zuckungen übereinanderzuzeichnen, bei welchen bei sonstigen Variationen der Eintritt des Reizes stets an derselben Stelle des rotierenden Cylinders erfolgte. Der Abstand der Schreibhebelspitze von der Bewegungsachse betrug 106 mm.

Die zur Verwendung gelangten Muskeln waren der M. gastrocnemius, der fast stets vom Nerven aus gereizt wurde, ferner der Hyoglossus und Sternohyoideus und der Sartorius, die stets direkt gereizt wurden, sämtlich von Rana temporaria, ausnahmsweise auch von Bufo vulgaris. Der Sartorius wurde so verwendet, dass beide am Becken noch zusammenhängende Sartorii freipräpariert und neben einander verwendet wurden, wobei ohne Verlängerung des Muskels eine Verdoppelung des Querschnitts erzielt wird. Mir schien diese Anordnung deshalb von besonderem Werte zu sein, weil auf diese Weise jede Kurve in gewissem Sinne einen Mittelwert zweier Muskeln darstellt, welche unter völlig gleichen Verhältnissen mit demselben Reiz gereizt werden.

Schliesslich noch ein Wort über die Berechnung der Verkürzung. Der Abstand des Ansatzpunktes des Drahtes, mit dem der Muskel an der zu torquierenden Feder ansetzte, von der Drehungsaxe betrug 2 mm, der Schreibhebelspitzenabstand von ebenda 106 mm. Es wurde also die Verkürzung des Muskels aufs 53fache vergrössert in der Kurve zu Papier gebracht.

Ich veränderte jetzt nach je einer Zuckung die Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks oder ersetzte die starke durch die schwache Feder. Allerdings sind hierbei die Verkürzungsdifferenzen nur recht geringfügige, aber innerhalb dieser Grenzen hat man eine Bewegungsfreiheit, welche völlig ausreichend ist; denn es kommt ja weniger auf die absolute Grösse der Verkürzung als vielmehr auf das Verhältnis der einzelnen Verkürzungen untereinander an. Ausserdem ist es ja selbstverständlich, dass man sich mit sehr kleinen Verkürzungswerten bescheiden muss, wenn anders überhaupt noch von Isometrie gesprochen werden darf.

Im folgenden lasse ich einige Versuchsbeispiele aus der grossen Zahl meiner Versuche folgen. Es bedeutet stets: Fl = Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks, ESp = Erreichte höchste Spannung, Vk = Verkürzung des Muskels.

Versuch 1.

Doppelsartorius von Rana temporaria. Gleiche maximale Reizung mit Öffnungs-Induktionsschlag. Feder B (schwach).

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	68	0,27
3	54	0,34
4	51	0,43
5	44	0,50
6	42	0,54

Um nun den Einfluss der Ermüdung nicht unberücksichtigt zu lassen, führte ich Versuchsreihen aus, bei denen die zur Torsion verwendete Federlänge zwischen je einer Zuckung von 2 auf 4, dann auf 6 cm vergrössert und dann in derselben Weise wieder verkleinert wurden. Ich setze dann daneben die Mittelwerte aus den beiden zusammengehörigen Zuckungen.

Versuch 2.

Doppelsartorius. Bufo vulgaris. Feder B.

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	77	0,3
3	63	0,4
4	59	0,5
5	49	0,6
5	66	0,7
4	75	0,7
3	81	0,5
2	83	0,35

Mittelwerte:

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	80	0.32
3	72	0,45
4	67	0,6
5	58	0,65

Der folgende, ebenfalls mit Bufo vulgaris angestellte Versuch ist noch weit charakteristischer, was den Einfluss der zunehmenden Verkürzung auf die Verminderung der erzielten Spannung anlangt.

Versuch 3.

Doppelsartorius. Bufo vulgaris. Feder B.

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	74	0,3
3	70	0,45
4	71	0,6
5	67	0,74
6	64	0,9
5	68	0,8
4	75	0,7
3	82	0,5
2	85	0,36

Mittelwerte (aus nebenstehendem Versuch.)

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	80	0,33
3	76	$0,47_5$
4	73	0,65
5	68	0,76
6	64	0,9

Wenn wir diese Resultate betrachten, so finden wir, dass die bei einer Zuckung erreichte Spannung um so grösser wird, je geringer die Verkürzungsmöglichkeit ist, selbst wenn dieselbe sich nur innerhalb der Bruchteile eines mm bewegt.

Die folgende Versuchsreihe ist angestellt, um dieselben Verhältnisse an einem andern Muskel, dem Gastrocnemius zu prüfen. Auch hierbei habe ich mit Sicherheit das oben dargelegte Verhalten von Verkürzung zur Spannung nachweisen können und ich lasse zur Illustration die Werte einer Kurvenschaar folgen. Beim Gastrocnemius bediente ich mich ausschliesslich der starken Feder und verfuhr so, dass ich Zuckungen verzeichnete mit einer Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks in folgender Reihenfolge: 2, 4, 6; 6, 4, 2 cm, um auch den Einfluss der Ermüdung mit berücksichtigen zu können. Ich fand dabei konstant, dass nicht die ersten, sondern regelmässig die letzten Zuckungen in einer Versuchsreihe die höchsten Werte aufwiesen. Der Muskel ruhte zwischen je zwei Zuckungen eine bis anderthalb Minuten entspannt aus.

Versuch 4.

Gastrocnemius, Rana temporaria, Feder A.

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	285	0,09
4	260	0,2
6	227	0,25
6	230	0,26
4	255	0,2
2	310	0,1

Mittelwerte:

Fl in gr	ESp in gr	Vk in mm
2	298	0,09
4	258	0,2
6	228	0,25

Versuch 5.

Gastrocnemius von Rana temporaria, Feder A.

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	310	0,1
4	260	0,2
6	240	0,25
6	255	0,28
4	275	0,21
2	320	0,1

Mittelwerte:

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	315	0,1
4	268	0,20
6	248	0,26

Versuch 6.

Gastrocnemius von Rana temporaria, Feder A.

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	370	0,12
4	350	0,27
6	315	0,38
6	320	0,38
4	370	0,3
2	480	0,16
2	470	0,15
6	325	0,39
6	315	0,38
2	470	0,15

Mittelwerte:

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	448	0,14
4	360	0,28
6	320	0,38

Auch aus diesen Versuchen, deren Resultate so klar und eindeutig sind, dass ich mir ein besonderes Eingehen darauf wohl versagen darf, geht wieder mit gleicher Deutlichkeit wie oben hervor, dass ein bestimmtes Verhältnis obwaltet in dem

Sinne, dass der Muskel eine um so höhere Spannung erreicht, je geringer die Verkürzungsmöglichkeit ist, oder was dasselbe ist, je grösser der Widerstand ist, den der Muskel zu überwinden hat. Der Muskel wendet nicht gleich seine ganze Kraft auf, wenn er nur geringe Widerstände zu überwinden hat, die »Reserven« treten erst dann in Aktion, wenn an den Muskel grosse Anforderungen gestellt werden. Eine ganz analoge Erscheinung beobachtete Santesson[1]) bei seinen auxotonischen Versuchen, dass nämlich eine schwache Feder in viel geringerem Grade wie eine stärkere die Entwicklung einer bedeutenden Arbeit fördere. Es wirkt also hier das längere Stück der Feder am Bürkerschen Spannungszeichner wie eine schwache Feder bei auxotonischem Verfahren, ein kurzes Stück wie eine starke Feder.

Überraschend und im hohen Maasse beachtenswert scheint mir nun die Tatsache zu sein, dass schon ausserordentlich kleine Unterschiede in der Länge des Muskels, die sich in Bruchteilen eines Millimeters bewegen, eine sehr grosse Verschiedenheit in der Spannung des Muskels zur Folge haben. Wenn der Muskel sich auch nur eine Spur mehr zusammenziehen kann, erreicht er bei Weitem nicht die Spannung, als wenn er sich nur weniger zusammenziehen kann.

Hieraus ergibt sich, dass die von Rheinbold[2]) ausgesprochene — ja an und für sich sehr wahrscheinliche — Behauptung, dass man eine Verkürzung des Muskels von 0,41 mm wegen ihrer Kleinheit vernachlässigen könne, durchaus nicht zutreffend ist.

Es ergiebt sich hieraus weiter, worauf in dem Bürkerschen Spannungszeichner besonders Rücksicht genommen ist, dass alle Verbindungen zwischen Muskel und Feder aus so

---

1) C. G. Santesson, Ueber die mechanische Arbeit des Muskels. Scandinav. Archiv für Physiol. Bd. I. S. 3 ff.

2) M. Rheinbold, Zur Mechanik der Muskelzuckung, Inaugural-Dissertation. Freiburg, 1892. S. 11.

unausdehnbarem Material hergestellt sind, wie nur irgend möglich; denn »absolute Festigkeit besitzt, wie schon Helmholtz[1]) in seiner berühmten Arbeit erwähnt, kein irdischer Stoff.« Aber möglichst feste Stoffe muss man zur Verbindung wählen. Gewöhnliche Fäden würden bei den starken Spannungen von mehreren hundert Gramm leicht zu falschen Ergebnissen — nämlich durchweg viel zu niedrigen Spannungen — führen.

Schliesslich untersuchte ich noch den zarten Musculus hyoglossus und sternohyoideus, der aus parallelen Fasern bestehend, sich stark und bedeutend zusammenziehen kann.

Der Muskel oder vielmehr beide Hyoglossi und Sternohyoidei wurden so präpariert, dass ihr Ansatz am Sternum und am Unterkiefer erhalten blieb. Wenn nun nach Entfernung von allem Bindegewebe auch das am Sternum verbliebene Ende sicher festgeklemmt werden konnte, so war doch nur ausserordentlich schwer eine feste Verknüpfung am Unterkiefer zu erzielen. Zum Teil aus dieser Ursache zeigen die vom Hyoglossus und Sternohyoideus gewonnenen Spannungswerte auch nicht immer in so ausgeprägter Regelmässigkeit das Verhalten der Verkürzung zur erreichten Spannung.

Ich benützte stets die schwache Feder B (nur einmal auch die starke Feder A), weil bei dem zarten Hyoglossus die Anwendung der starken Feder sich wegen der Schwierigkeit, damit vergleichbare Spannungswerte zu erhalten, ganz von selbst verbot.

---

1) H. Helmholtz, Messungen über den zeitlichen Verlauf u. s. w. Müllers, Archiv 1850, S. 276.

Versuch 7.

Hyoglossus und Sternohyoideus, Rana temporaria.

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	9	0,04
3	9	0,06
4	8	0,07
5	8	0,08
6	5	0,09
6	6	0,1
5	8	0,08
4	7!	0,07
3	7!	0,05
2	5!	0,02

Mittelwerte:

Fl in cm	ESp in gr	Vk in mm
2	7!	0,03
3	8	$0,05_5$
4	7,5	0,07
5	8	0,08
6	5,5	$0,09_5$

Wie man sieht, würde der erste Teil dieser Kurvenschaar gut in das Bild, wie es Doppelsartorius und Gastrocnemius darbot, hineinpassen; der zweite Teil fällt dagegen vollständig heraus. Der zweite Teil deformiert natürlich dann auch in beträchtlicher Weise die erzielten Mittelwerte. Es lässt sich eben, wie gesagt, eine allmähliche Lockerung der Verbindung während den einzelnen Zuckungen kaum umgehen und daraus erklärt sich auch zum Teil diese Unregelmässigkeit im zweiten Teil des Versuchs. Hierzu ist jedoch noch folgendes zu bemerken: Vorausgesetzt, die Verbindung zwischen Muskel und Spannungszeichner sei auch im zweiten Teil des Versuches 7 eine feste gewesen, so ergibt sich eine ebenso zwanglose wie natürliche Erklärung für die niedrigen Spannungswerte im zweiten Teile des Versuches 7 aus der Ermüdung des Muskels. Ein so zarter und dünner Muskel wie der Hyoglossus ermüdet natürlich sehr rasch, vor allem

bei Spannungsversuchen, die an die dünnen parallel angeordneten Fasern bedeutende Anforderungen stellen. Ausserdem ergab die oben erwähnte mit starker Feder erzielte Kurvenschaar des Hyoglossus bei einer Verkürzung von ca. 0,01 mm eine höchste Spannung von 15 gr, also um $^2/_3$ mehr, als der höchste Wert in der vorhergehenden Kurvenschaar betrug.

Es gilt also auch für diesen zarten Muskel dasselbe Gesetz, welches man bei den im Verhältnis zu ihm gewaltigen Muskeln sicher und ziemlich leicht nachweisen kann.

Nun ist bei der Betrachtung dieses Resultates jedoch eine Erwägung nicht ausser Acht zu lassen, nämlich die, ob die bei geringer Verkürzungsmöglichkeit, d. h. also bei kurzer, starker Feder auftretende höhere Spannung nicht darauf zurückzuführen ist, dass der Muskel bei der kurzen, resp. starken Feder von Anfang an eine höhere Spannung oder Dehnung erfahren habe, also nicht von der Spannung Null aus seine Zuckung beginnt. Dass eine etwas erhöhte Anfangsspannung die Arbeitsleistung des Muskels, beziehungsweise die durch den gleichen maximalen Reiz erreichte Spannung zu erhöhen vermag, haben schon Heinrichs[1]), Feuerstein[2]) und Blix[3]) nachgewiesen. Dieser Einwand ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, denn bei der mir zur Verfügung stehenden Versuchsanordnung wurde der Nullpunkt dadurch ermittelt, dass durch Heben und Senken der Klemme, in welcher der Muskel befestigt war, bei festgestelltem Spannungszeichner der Muskel soweit gehoben und gesenkt wurde, bis die Schreibhebelspitze sich gerade eine Spur zu heben begann. Wenngleich nun eine geringfügige Hebung des

---

1) M. Heinrichs, Ueber den Einfluss der Dehnung auf die Muskelkraft. Inaug.-Diss. Berlin 1886.

2) F. A. Feuerstein, Absolute Muskelkraft. Pflügers Archiv. Bd. 43, 1888, S. 347.

3) M. Blix, Die Länge und Spannung des Muskels. Skandinavisches Archiv, Bd. 5, 1894, S. 150 ff.

Muskels bei schwacher, langer Feder ihn wohl kaum zu dehnen oder zu spannen vermag, spannt und dehnt natürlich ein eben merklicher, gleich grosser Ausschlag der Schreibhebelspitze bei kurzer und starker Feder den Muskel viel mehr. Diese Vermehrung der Anfangsspannung und Dehnung liess sich einigermassen dadurch umgehen, dass die Anfangsspannung nach dem Gefühl des sich weiterer Hebung des Muskels entgegensetzenden Widerstandes möglichst gleich und möglichst klein gemacht wurde.

Ich muss unumwunden zugeben, dass darin eine Schwäche der Untersuchungsmethode liegt; sicherlich lassen sich jedoch durch eine sehr bald zu erwerbende Übung die aus dieser Ungenauigkeit resultierenden Fehler auf ein kleinstes Maass bringen.

Ich habe meistens den Muskel zwischen zwei Zuckungen einige Zeit entspannt, bisweilen habe ich jedoch diese Vorsichtsmassregel absichtlich nicht beobachtet. Da ich trotzdem im wesentlichen stets gleiche Resultate erhalten habe, darf ich wohl mit Recht annehmen, dass diese Fehlerquelle nicht besonders störend und entstellend auf die Resultate eingewirkt hat. Im übrigen dürfte sie in dem Bürkerschen Spannungszeichner viel kleiner sein, als in allen andern ähnlichen Apparaten, in denen stets ziemlich bedeutende Reibungen vorhanden sind.

Die Bedeutung der Anfangsspannung, — bisher hatten wir die Grösse der Anfangsspannung immer gleich Null angenommen — geht im übrigen aus den folgenden Untersuchungen hervor.

II. Teil.

Abhängigkeit der erreichten Endspannung von der Anfangsspannung.

In einer zweiten Versuchsreihe habe ich mich der Frage zugewandt, ob und in welcher Weise sich die erreichten Spannungen verändern, wenn die Anfangsspannungen des Muskels verschiedene sind.

Diese Frage ist schon eingehend von Rheinbold[1]) untersucht worden und derselbe bediente sich hierbei eines sinnreichen von v. Kries gebauten Apparates, der es gestattete, die isotonische und isometrische Kurve des Muskels zu gleicher Zeit zu registrieren. Ueber die Ergebnisse dieser Arbeit berichtet v. Kries[2]), unter dessen Leitung Rheinbold seine Versuche angestellt hatte.

v. Kries sagt darüber, dass, während bekanntlich bei maximalen Reizen mit steigender Belastung die Verkürzungshöhen abnehmen, die Spannungszuwüchse, welche man bei verschiedenen Anfangsspannungen erhält, fast genau die gleichen bleiben. Die Spannungszuwüchse seien nahezu von den Anfangsspannungen unabhängig.

Ferner möchte ich dieser Versuchsreihe noch voranschicken, die Ergebnisse aus den Arbeiten von Heinrichs[3]), welche den Einfluss der Dehnung auf die absolute Kraft zum Gegenstand haben, weil in meinen Versuchen der Einfluss der Dehnung mit wird berücksichtigt werden müssen. Heinrichs findet, dass bei einer mässigen Dehnung des Muskels ein Maximum der Kraft erreicht wird. Die Lage dieses Maximums wird von Heinrichs so angegeben, dass nur

1) Rheinbold a. a O.

2) J. v. Kries, Über Wechselzuckungen, Archiv für (Anat. u.) Physiol. 1892, S. 1.

3) S. a. a. O.

eine geringe Dehnung über die natürliche Länge nötig ist, um das Maximum zu erreichen. Bei weiterer Dehnung nimmt die Kraftkurve ab und erreicht erst später ein zweites Maximum, welches von Heinrichs nur aus dem starken Wachsen der Anfangsspannung gedeutet wird.

Auch Feuerstein[1]) macht darauf aufmerksam, dass die absolute Kraft des Muskels mit steigender Spannung erhöht wird.

Was nun die von Rheinbold[2]) als Regel hingestellte Tatsache betrifft, dass nämlich bei maximalen Reizen und zunehmender Anfangsspannung die Spannungszuwüchse konstant bleiben, so habe ich gelegentlich ähnliche Beobachtungen machen können, aber dieses Verhalten als die Norm hinzustellen, dem kann ich mich nicht anschliessen. Es ist gewiss zuzugeben, dass unter gewissen Bedingungen die Spannungszuwüchse, wie auch v. Kries[3]) sagt, annähernd konstant bleiben, aber meiner Erfahrung nach trifft das nur bei geringen Anfangsspannungen zu.

Ich möchte hier einige Resultate meiner Untersuchungen vorwegnehmen und will der Übersicht halber meine Versuche in folgender Weise gruppieren und zwar:

1) nach dem Verhalten der Spannungszuwüchse, worunter ich die Endspannung minus Anfangsspannung verstehe,

2) nach dem Verhalten der Endspannungen, worunter ich die überhaupt erreichten höchsten Spannungen verstehe.

Was den ersten Gesichtspunkt anlangt, so habe ich gefunden, dass mit steigender Anfangsspannung die Spannungszuwüchse

a) entweder zuerst zu- und dann stetig abnehmen,

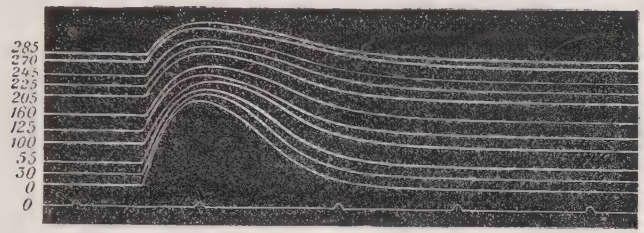
1) a. a. O.!
2) a. a. O.
3) a. a. O.

b) oder von Anfang an abnehmen. Beispiele und Belege folgen weiter unten.

Wenn wir den zweiten Gesichtspunkt, nämlich die Endspannungen, berücksichtigen, so ergibt sich, dass

a) entweder dieselben mit Vermehrung der Anfangsspannungen kontinuierlich zunehmen.

Fig. 1. Versuch Nr. 6.

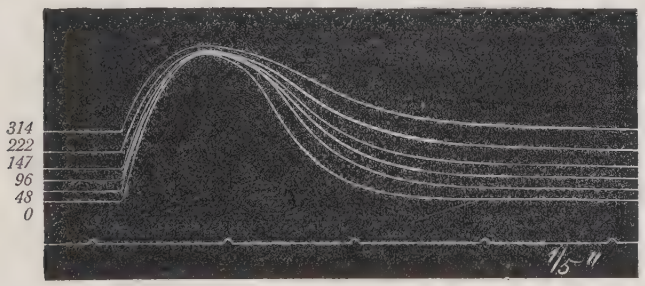


Isometrische Kurven einer Rana temporaria. Gastrocnemius. Maximale Reize. (Öffnungsinduktionsschläge). Steigende Anfangsspannungen von 5, 30, 55 bis 285 grm und kontinuierliches Zunehmen der Endspannungen. Die unteren Marken bedeuten $^1/_5$ Sekunden. Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks 6 cm.

oder

b) eine Zeit lang auf nahezu genau derselben Höhe bleiben und erst dann wieder zunehmen.

Fig. 2. Versuch Nr. 12.



Isometrische Kurven eines Gastrocnemius von Rana temp. Maximale Reize. Steigende Anfangsspannungen, Verharren der Endspannungen auf einer Höhe, dann erst wieder erneutes Ansteigen. Die untern Marken bedeuten $^1/_5$ Sekunden. Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks 3 cm.

Ja es kann vorkommen, dass zu der grösseren von zwei Anfangsspannungen ein kleinerer Wert der Endspannung gehört und umgekehrt, wie z. B. in Versuch 14.

Fig. 1, welche den Versuch Nr. 6 darstellt, zeigt folgendes:

Bei einer Anfangsspannung von 0 gr erreicht der Muskel, der vom Nerven aus maximal mittels eines Öffnungsinduktionsschlages gereizt wird, eine Endspannung von 190 gr, der Spannungszuwachs selbst beträgt also 190 gr. Bei einer Vermehrung der Anfangsspannungen sieht man zwar eine ständige Vermehrung der Endspannungen, aber eine ständige Abnahme der Spannungszuwüchse, wie ein Blick auf den Versuch Nro. 6 S. 30 lehrt.

Ganz anders bietet sich uns das Bild in Fig. 2 dar. Hier erreichen die Endspannungen dieselbe Höhe, nämlich ca. 673 gr bei einer Anfangsspannung von 48, 96, 147 gr; es hat also eine Vermehrung der Anfangsspannung um immer ca. 50 gr keine nennenswerte Vermehrung der Endspannung zur Folge. Die Versuchsbedingungen, unter denen diese beiden Arten von Kurvenschaaren gewonnen wurden, werde ich weiter unten besprechen.

Am häufigsten sah ich folgenden Fall:

Bei einer Vermehrung der Anfangsspannung nahmen die Endspannungen kontinuierlich zu, während die Spannungszuwüchse abnahmen, oft jedoch zeigt die Spannungszuwachskurve eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Verhalten, welches Heinrichs (a. a. O.) für das Verhalten der absoluten Kraft des Muskels gefunden hat.

Ich muss hier noch ein Wort einfügen, in welcher Weise die Werte meiner Versuche gewonnen wurden.

Die meisten Versuche über diese Frage habe ich angestellt mit dem Gastrocnemius des Frosches, und ich verfüge in dieser Hinsicht über ein sehr reiches Material. Einige

wenige Versuche hierzu habe ich auch mit dem Doppelsartorius angestellt und auch diese Versuche zeigen dasselbe wie die vom Gastrocnemius gewonnenen.

Es wurde der Muskel wieder wie bei der ersten Versuchsreihe sehr fest mit dem Spannungszeichner verbunden und im Gegensatz zur ersten Versuchsreihe blieb jetzt die Länge des zur Torsion verwendeten Federstückes konstant. Der Reiz traf den Muskel durch Anwendung des oben beschriebenen Contaktes stets an derselben Stelle des rotierenden Cylinders. Ich vermehrte nun während der Zeit zwischen 2 Zuckungen, die Anfangsspannung dadurch, dass die Klemme, in welche der Muskel oben eingesetzt war, durch Schraubendrehung ein wenig gehoben, der Muskel somit um einen gewissen, leicht in Gewicht messbaren Betrag gespannt wurde.

Als Beweis für die oben ausgesprochene Behauptung dass nämlich mit steigender Anfangsspannung die Spannungszuwüchse entweder

1) erst zu und dann wieder abnehmen

oder

2) von vornherein abnehmen, lasse ich einige Versuche folgen.

A. Versuche, die das erste Verhalten zeigen.

Versuch 1.

Gastrocnemius von Rana temporaria. Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Federstückes 6 cm.

Anf.-Spannung (ASp) in gr	Erreichte Endspannung (ESp) in gr	Spannungszuw. (Spz) in gr
0	200	200
45	300	255
125	310	185
230	365	135
305	375	70

Versuch 2.

Gastrocnemius von Rana temporaria, vom Nerv aus gereizt. (Stärke) Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks 6 cm.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr
0	275	275
30	315	285
50	345	295
85	365	280
95	365	260
140	385	245
195	395	200
200	395	195
265	450	185
275	455	180
310	465	155

Versuch 3.

Gastrocnemius von Rana temporaria. Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Federstückes 6 cm.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Verkürzung (Vk) in mm	
0	180	180	0,22	
36	287	251	0,31	
41!	267!	226!	0,28	*Offenbar ein Fehler im Versuch!
98	310	212	0,27	
214	343	129	0,16	
275	375	100	0,12	

Versuch 4.

Gastrocnemius von Rana temporaria. Feder A. 3 cm lang. Muskel nicht ganz frisch.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	485	485	0,27
40	547	507	0,28
92	588	496	0,27
157	612	455	0,25
222	650	428	0,23
280	675	395	0,22
311	688	377	0,21
375	718	343	0,19
449	761	312	0,18
469	774	305	0,17

Es mag auffallend erscheinen, dass die Anfangsspannungen so unregelmässig gewählt sind. Sie sind jedoch während des Versuchs selbst willkürlich gewählt und wie alle Werte meiner Versuche erst nachher ausgerechnet.

Versuch 5.

Doppelsartorius von Rana temporaria. Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Federstückes 5 cm.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	38	38	0,04
12	65	53	0,06
25	75	50	0,06
38	81	43	0,05
55	93	38	0,04
75	108	33	0,04
90	123	33	0,04
104	133	29	0,03
122	143	21	0,02

B. Versuche, bei denen die Spannungszuwüchse sofort abnehmen.

Versuch 6. (Siehe Fig. I.)

Gastrocnemius von Rana temporaria. Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Federstückes 6 cm.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr
0	190	190
30	210	180
55	215	165
100	235	135
125	250	125
160	275	115
205	290	85
225	305	80
245	315	70
270	330	60
285	340	55

Versuch 7.

Gastrocnemius von Rana temporaria. Länge des zur Torsion verwendeten Federstückes 6 cm. Feder A.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr
0	285	285
25	300	275
90	315	225
150	350	200
175	365	190
220	375	155
275	400	125

Versuch 8.

Gastrocnemius von Bufo vulgaris. Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Federstückes 3 cm.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	465	465	0,26
79	500	421	0,23
150	527	377	0,20
225	565	340	0,19
308	605	297	0,16
400	622	222	0,13
445	695	250	0,14
527	742	215	0,12
590	765	175	0,10

Versuch 9.

Gastrocnemius von Bufo vulgaris. (Ermüdet!) Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Federstückes 3 cm.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	342	342	0,19
59	400	341	0,19
137	434	297	0,16
198	485	287	0,15
274	527	253	0,14
332	568	236	0,13
380	602	222	0,12
448	650	202	0,11
513	690	177	0,10
595	759	164	0,09
643	797	154	$0{,}08_5$
739	869	130	0,07

Die angeführten Beispiele dürften genügen, um zu beweisen, dass die Spannungszuwüchse bei mässiger Anfangsspannung entweder ein Maximum erreichen, um dann mit weiterer Steigerung der Anfangsspannung wieder abzusinken, oder dass sie von Anfang an stetig abnehmen, dass also mit andern Worten schon der erste Spannungszuwachs das Maximum darstellt. Wenn wir unserer Betrachtung den Versuch zu Grunde legen, können wir das Verhältnis der Anfangsspannungen zu den zugehörigen Spannungszuwüchsen graphisch darstellen, indem wir auf der Abscisse eines Coordinatensystems die Anfangsspannungen, auf der Ordinate die Spannungszuwüchse eintragen. Wir erhalten dann eine zuerst kurze Zeit ziemlich schnell ansteigende, dann stetig abfallende Kurve. Wenn wir nun dieses Verhalten wegen seiner Ähnlichkeit mit der Kraftkurve von Heinrichs als normalphysiologisch annehmen würden, so entsteht die Frage, wie lässt sich damit z. B. Versuch Nro. 9 vereinigen? Bei Versuch 9 findet sich im Protokoll, d. h. auf den Kurven selbst, das Vermerk: »Ermüdet«. In diesem Umstand, der Ermüdung nämlich, könnte man den Grund für diese Erscheinung erblicken. Für den ermüdeten Muskel bedeutet die mit der Spannung unvermeidliche Dehnung sicherlich eine Schädigung, welche den Muskel an der Erreichung höherer Spannungszuwüchse im oben erörterten Sinne hindert, und die Kurve der Spannungszuwüchse von vornherein abfallen lässt.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit dieser Erscheinung ist jedoch nicht ganz ausser Acht zu lassen. Man könnte nämlich auch annehmen, dass die Nulllinie der Anfangsspannung in Versuch Nro. 9 nicht genau die Spannung Null anzeigt, sondern, dass eine, wenn auch vielleicht sehr geringe Anfangsspannung doch vorhanden war, eine Annahme, welche nicht ganz von der Hand zu weisen ist, wenn wir bedenken, dass ja die Nulllinie dadurch bestimmt werden musste, dass der Muskel so stark gehoben und damit so weit gespannt

werden musste, bis ein eben merklicher Ausschlag der Schreibhebelspitze zu Tage trat. Wenn wir uns denken, dass also infolge einer, wenn auch sehr geringen Anfangsspannung in diesen Versuchen schon mit der ersten Contraktion das Maximum des Spannungszuwachses erreicht oder gar überschritten wird, so würden auch diese Versuche sich zwanglos den andern einreihen lassen, wenn man das anfängliche Zu- und dann erfolgende Abnehmen der Spannungszuwüchse als Regel gelten lassen wollte. Tatsächlich jedoch gehen diese beiden Arten des Verhaltens der Spannungszuwüchse neben einander her, ohne dass ich genau sagen könnte, wovon dieses verschiedene Verhalten abhinge. Bei völlig frischen unversehrten Muskeln kräftiger Tiere fällt die Spannungszuwachskurve von vornherein beständig ab.

Bis jetzt habe ich diese Versuche nur vom Standpunkte der Spannungszuwüchse betrachtet; wenden wir uns nunmehr zur Betrachtung der Resultate im Hinblick auf die erreichten Endspannungen, so findet sich unter den Versuchen, welche das Material für die oben gefundenen Resultate abgaben, eine ganze Anzahl, die unter einander übereinstimmend, in folgender Hinsicht von Interesse waren.

Wenn man bei verschiedener Anfangsspannung, bei gleicher maximaler Reizintensität und gleicher Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks den Muskel seine Spannungskurve aufzeichnen lässt, so sieht man unter besonderen noch näher zu erörternden Umständen, dass die Spannung, welche bei der Erregung des Muskels erreicht wird, die gleiche ist, gleichgültig, ob die Anfangsspannung (natürlich innerhalb gewisser Grenzen), um einen grösseren oder kleineren Betrag vermehrt wurde. Es trat hierbei öfters der Fall ein, dass eine Vermehrung der Anfangsspannung um 150 gr, ja bisweilen noch mehr, keine deutlich nachweisbare Vergrösserung der erreichten absoluten Endspannung hervorrief, wie dies z. B. in Fig. 2 zu Tage tritt.

Der nächstliegende Gedanke ist der, dass der Muskel ermüdet war und infolgedessen selbst bei starker Vermehrung der Anfangsspannung nicht über einen gewissen Punkt mehr hinaus an Spannung zunehmen konnte, dass also die erreichte Endspannung der höchste überhaupt vom Muskel zu erreichende Grad der Spannung gewesen wäre. Das trifft jedoch keineswegs zu; diese Erscheinung beruhte sicher nicht auf Ermüdung oder darauf, dass durch die beim Spannen unvermeidliche Dehnung des Muskels eine Schädigung des Muskels gesetzt worden wäre, die ihn an der Erreichung einer höheren Spannung gehindert hätte. Der Beweis dafür, dass diese Erscheinung nicht auf Ermüdung beruhen kann, war sehr leicht dadurch zu erbringen, dass die Anfangsspannung noch weiter vermehrt wurde. Wenn sich dann bei gleichbleibender Versuchsanordnung eine noch höhere Endspannung erzielen liess, war der Beweis gegen Ermüdung erbracht und in der Tat liess sich in jedem Falle eine deutliche Erhöhung der absoluten Spannung noch erzielen. Damit dürften die die Ermüdung betreffenden Bedenken wohl hinfällig werden. Es nahmen in diesen Versuchen von vornherein die Spannungszuwüchse ab, doch stiegen die erreichten absoluten Spannungen nicht wie vorher kontinuierlich an, sondern sie blieben eine Zeit lang auf derselben Höhe, unbekümmert um die Anfangsspannung.

Ich lasse zunächst einige derartige Versuche folgen.

Versuch 10.

Gastrocnemius von Rana temporaria. Feder A, 3 cm lang. Maximaler Reiz.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	462	462	0,25
100	475	375	0,2
164	475	311	0,17
212	478	266	0,14
318	537	219	0,12

Versuch 11.

Gastrocnemius von Rana temporaria. Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Stücks 3 cm. Maximale Reize.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	500	500	0,28
41	510	469	0,26
75	510	435	0,24
126	510	384	0,21
171	513	342	0,19
219	513	294	0,16
253	513	260	0,14
298	523	225	0,12
335	537	202	0,11

Versuch 12.

Gastrocnemius von Rana temporaria. Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Stücks 3 cm. Maximale Reize.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	667	667	0,36
48	673	625	0,35
96	673	577	0,32
147	673	526	0,29
222	679	457	0,25
314	704	390	0,21

Versuch 13.

Gastrocnemius von Rana temporaria. Feder A. Länge des zur Torsion verwendeten Stücks 3 cm. 4 Reize auf 1 Umdrehung.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	622	622	0,35
99	632	533	0,30
191	635	444	0,24
339	673	334	0,19
479	729	250	0,14
509	786	277!	0,15!

Versuch 14.

Gastrocnemius von Rana temporaria frisch eingefangen♀. Feder A. 3 cm lang.

ASp in gr	ESp in gr	Spz in gr	Vk in mm
0	465	465	0,26
55	458	403	0,22
96	455	359	0,20
130	448	318	0,18
167	462	295	0,16
209	472	263	0,14
260	479	219	0,12
349	516	167	0,09
465	565	100	0,05

Ich versuchte dieser auffälligen Erscheinung, dass der Muskel eine Zeit lang einem konstanten Spannungswerte zustrebte, dadurch näher zu kommen, dass ich durch Berücksichtigung der besonderen Umstände bei den betreffenden

Versuchen, bei denen derartige Curvenschaaren zu Stande gekommen waren, die Vorbedingungen dieser Erscheinung mir klar machte.

Schon im Anfang dieser Versuche war es mir aufgefallen, dass es mir fast nie geglückt war, bei einem Weibchen von Rana temporaria dieses Verhalten der Spannungswerte zu erhalten. Die mir in den Osterferien 1902 zur Verfügung stehenden Frösche hatten im Keller des Instituts ohne Nahrung überwintert, und da nun die weiblichen Tiere ausserdem durch die Produktion des Laiches sehr geschwächt waren, kamen bei den Weibchen zwei Umstände zusammen welche die Tiere ausserordentlich schwächten. Die Männchen waren viel lebhafter, in einem viel besseren Zustand und gaben die Kurven, so wie sie zuletzt beschrieben worden sind. S. Fig. 2. Aber auch die von Männchen herstammenden Muskeln gaben nur wenig derartige Kurvenschaaren; schon nach kurzer Zeit erhielt man auch von den von Männchen herrührenden Muskeln Kurvenschaaren, die das erste Verhalten zeigten. S. Fig. 1.

Dass übrigens an diesem Verhalten lediglich die Differenz im Ernährungszustand der Tiere die Schuld hatte, liess sich daraus schliessen, dass frisch eingefangene Weibchen, resp. deren Muskeln, ebenso sich wie Männchen verhielten, auch ihre Spannungswerte strebten einem konstanten Wert zu. Der Versuch 14 rührt von Muskeln eines frisch gefangenen Weibchens her.

Die erste Bedingung dürfte also sein, dass ein vollständig frischer Muskel eines kräftigen, gutgenährten Tieres zur Verwendung gelangt, dann streben die Spannungswerte einem Punkte zu.

Eine zweite Bedingung war die, dass der Muskel nicht durch zu schnell aufeinanderfolgende Reize getroffen werden darf. Reizte man nämlich den Muskel, der in der zuletzt beschriebenen Weise reagierte, während einer Umdrehung der

Trommel des Kymographions statt wie vorher einmal jetzt viermal, so gelang es nicht, einem Spannungswert zustrebende Kurven der zweiten Art zu erhalten, sondern die Kurven verhielten sich wie die eines ermüdeten oder nicht ganz frischen Muskels, also wie in Fig. I.

Sehr instruktiv ist in dieser Hinsicht der Versuch 13. Hier sind bei einer Trommelumdrehung 4 Reizstellen angebracht gewesen und bei dem frischen Muskel ist die Tendenz, einem Spannungswert zuzustreben, ganz unverkennbar. Trotzdem ist das dem Muskel nicht völlig geglückt, die Endspannungen sind eine Zeit lang nur annähernd gleich.

Ein dritter Punkt ist von Wichtigkeit, nämlich die Verkürzung des Muskels muss möglichst hintangehalten werden oder was nach meiner Versuchsanordnung ja dasselbe ist, die Feder, die der Muskel zu verdrehen hat, muss stark und kurz sein. Ich habe infolgedessen auch nur Kurvenschaaren bei einer Länge des zur Torsion verwendeten Federstücks von 3 cm wiedergegeben, weil grössere Federlängen dieses Verhalten meist gar nicht oder doch nur sehr mangelhaft zeigten.

Einmal ist es mir gelungen, dasselbe Verhalten auch am Hyoglossus zu erhalten, doch musste natürlich hier eine längere, schwächere Feder Verwendung finden. Wir haben in diesen Versuchen die seltsame Tatsache, dass die Spannungen eine Zeit lang sich gleich bleiben, mögen die Anfangsspannungen sein wie sie wollen, natürlich innerhalb gewisser Grenzen. Sehr interessant ist in dieser Hinsicht der auf Seite 36 mitgeteilte Versuch 14. Hier gehen mit steigender Anfangsspannung die Werte der erreichten Spannungen sogar eine Zeit lang zurück, um erst bei einer Anfangsspannung von ca. 200 gr wieder dieselbe Höhe zu erreichen wie bei 0 gr Anfangsspannung.

Bei ganz frischen, unversehrten Muskeln streben also bei **mässiger** Anfangsspannung die erreichten Spannungswerte einem konstanten Werte

zu (S. Fig. 2), während der ermüdete oder geschädigte Muskel mit steigender Anfangsspannung erst allmählich eine solch hohe Endspannung erreicht wie der frische ungeschädigte Muskel. Der ermüdete Muskel arbeitet also ökonomischer und passt sich den Verhältnissen besser an. Der vollkommen frische Muskel dagegen verschiesst sozusagen gleich sein ganzes Pulver und erreicht gleich eine maximale Spannung, mag er von Anfang an schwach oder stark gespannt sein.

III. Teil.

Abhängigkeit des Tetanusverlaufs von der Reizintensität.

Im Jahre 1887 veröffentlichte Grützner eine Untersuchung »über die Reizwirkung der Stöhrer'schen Maschine auf Muskel und Nerv« und wies in derselben darauf hin, dass der Tetanus eines Muskels um so glatter werde, je stärker die den Muskel treffenden Reize seien. Diese Behauptung wird gestützt durch vier, in Fig. 13, 14, 15, 16 seiner Arbeit wiedergegebene Kurven, die ein stetiges Glatterwerden des Tetanus mit Verstärkung der Reizströme zeigen. Die Reize wurden hierbei verstärkt durch Annäherung der Rollen eines nach Helmholtz'scher Art tätigen Induktionsapparates.

Der von Grützner[1]) aufgestellten Behauptung widerspricht nun Kohnstamm[2]), indem er sagt, dass »die Thalspitzen (d. h. die Zäckchen der Tetanuskurve) um so ausgerägter, der Tetanus um so unvollkommener wird, je grösser die Reizintensität ist«. Gleichzeitig behauptet Kohnstamm, dass die Ursache des Grützner'schen Phänomens eine Doppelreizung sei, hervorgerufen durch das Wirksamwerden der

---

1) P. Grützner, Über die Reizwirkungen etc. Pflügers Archiv Bd. 41, 1887. S. 256.

2) O. Kohnstamm, Experimentelle Untersuchungen zur Analyse des Tetanus. Du Bois-Reymonds Archiv. 1893. S. 125 ff.

Schliessungsinduktionserregung bei Annäherung der beiden Spulen des Induktionsapparates.

Die Behauptung, dass bei gleichbleibender Reizfrequenz der Tetanus um so unvollkommener, die Thalspitzen um so ausgeprägter werden, je grösser die Reizintensität ist, erklärt Kohnstamm damit, dass mit Verstärkung des Reizes die Erschlaffung des Muskels immer mehr beschleunigt wird. Seine Behauptung, dass nämlich Doppelreizung die Ursache des Grützner'schen Phänomens sei, sucht Kohnstamm zu stützen durch zwei bei verschiedenem Rollenabstand, also verschiedener Reizintensität, gewonnene Kurven.

Für das von Kohnstamm angeführte und auf S. 139 seiner Arbeit wiedergegebene Beispiel ist allerdings wohl die Kohnstamm'sche Behauptung, Doppelreizung betreffend richtig; denn in diesem Beispiel sieht man, wie Kohnstamm selbst sagt, »deutlich in den Mechanismus: die bei starkem Reiz hinzugetretene Erregung durch den Schliessungsschlag ist sehr deutlich ausgeprägt.

Wie verhält es sich aber nun mit den Grützner-schen Kurven? Bei diesen kann unmöglich dieses Phänomen auf Doppelreizung beruhen und zwar aus folgenden Gründen:

Grützner reproduziert in der oben citierten Arbeit 4 Tetanuskurven, die, wie bemerkt wird, dadurch gewonnen wurden, dass bei sonst gleicher Versuchsanordnung der Rollenabstand eines nach Helmholtz'scher Anordnung betriebenen Induktionsapparates nach und nach vermehrt wurde. Bezeichnen wir der Kürze halber die einzelnen Kurven mit a, b, c, d, so wäre es ja möglich, dass durch Annäherung der beiden Spulen des Induktionsapparates eine Verdoppelung der Reizfrequenz zu Stande käme zwischen Kurve a und b; zwischen b und c und zuletzt zwischen c und d. Gesetzt den ersten Fall, so sind Kurve b, c, d unter sich genügend beweisend für die Grützner'sche Auffassung; beim zweiten Fall ist Kurve a und b, sowie c und d, beim dritten Fall

a, b, c völlig hinreichend, um die Abhängigkeit des Glatterwerdens des Tetanus von der Reizintensität zu Tage treten zu lassen. Denn, den ersten Fall gesetzt, würde also zwischen Kurve a und b die Schliessungsinduktionserregung wirksam werden, also die Kurve b würde auf Verdoppelung der Reizfrequenz beruhen. Dann müsste, wenn man die Kohnstamm'sche Erklärung der Doppelreizung konsequent durchführen wollte, Kurve c durch Vervierfachung, Kurve d auf Verachtfachung der Reizfrequenz beruhen. Dass dies ein Ding der Unmöglichkeit ist, braucht wohl nicht erst hervorgehoben zu werden. In ganz ähnlicher Weise verhält es sich im zweiten und dritten Falle, es sind stets bei mindestens zwei Kurven die Reizfrequenzen dieselben.

Einer Anregung meines sehr verehrten Lehrers, Herrn Prof. v. Grützner, folgend, ging ich daran, diese Frage noch einer besonderen Untersuchung zu unterziehen.

Um überhaupt verwertbare Tetanuskurven zu bekommen, sind vor allem zwei Bedingungen zu erfüllen:

1) die Reize, welche dem Muskel, resp. Nerv zugeführt werden, müssen physiologisch gleich wirksam sein,

2) die einzelnen Reize müssen der Zeit nach gleich abständig von einander sein.

Um dies zu erreichen, kann man die verschiedensten Vorrichtungen anwenden.

Was zunächst den Punkt 1 anlangt, so kann man sich des Induktionsapparates bedienen. Nun ist aber der Unterschied des physiologischen Wertes der Schliessungs- und Öffnungsinduktionserregung so gross, dass ohne besondere Vorrichtungen diese Reize nicht benutzt werden können. Die Verschiedenheit der physiologischen Wertigkeit, welche ja bekanntlich auf der Wirkung des Extrakurrenten beruht, kann einigermassen ausgeglichen werden durch die bekannte Helmholtz'sche Anordnung des Wagner'schen Hammers, die darauf beruht, dass auch bei der Öffnung der Extrakurrent

durch eine Nebenschliessung zur Entwicklung kommen kann. Dass diese Anordnung jedoch ihren Zweck nicht vollkommen erfüllt und dass vor allen Dingen die beiden Schläge zeitlich nicht gleich weit von einander abstehen, darauf sei hier besonders hingewiesen.

Die meisten anderweitigen Versuchsanordnungen stellen Abblendevorrichtungen dar, durch welche entweder der Schliessungs- oder der Öffnungsschlag vom Präparat durch eine gute Nebenleitung abgehalten wird.

Solche Vorrichtungen wurden z. B. benutzt und angegeben von Valentin[1]), Kronecker[2]), Bohr[3]), Buckmaster[4]) und Jolyet und Sellier[5]), auf welche ich der Kürze halber wohl verweisen darf.

In zweiter Linie hat man, wie dies schon Helmholtz gethan, die beiden Schläge einander möglichst gleich zu machen gesucht. Dies ist durch Abschwächung oder Verstärkung des Extrakurranten in der unten zu beschreibenden Art gut möglich. Ausserdem aber müssen die einzelnen Reize auch gleich weit von einander abständig sein, was bei der gewöhnlichen Art der Reizung in keiner Weise der Fall ist. Hier folgt vielmehr unmittelbar nach dem Schliessungsschlag der Öffnungsschlag, dann kommt eine längere Pause und das Spiel wiederholt sich von neuem. Sehr schön und leicht ist das mittelst der Grützner'schen elektrolytischen Methode[6])

---

1) G. Valentin, Histologische und physiologische Studien. XIV. Abteilung. Zeitschrift für Biologie. Bd. 11. 1875. S. 276.

2) H. Kronecker in Cyons Methodik. S. 375. 1876.

3) Ch. Bohr, Über den Einfluss der tetanisierenden Irritamente etc. Du Bois-Reymonds Arch. 1882. S. 233.

4) G. A. Buckmaster, Über eine neue Beziehung zwischen Zuckung und Tetanus. Du Bois-Reymonds Arch. 1886. S. 459.

5) Jolyet u. Sellier, Travaux des Laboratoires de la société scientifique et station zoologique d'Arcachon. 1889. S. 53 ff.

6) P. Grützner, Über die elektrostatische und elektrolytische Aufzeichnung elektrischer Ströme. Annalen der Physik. Vierte Folge. Band. 1 1900. S. 738.

zu sehen. Diese Methode benutzte ich auch, um die Gleichabständigkeit der von mir verwendeten Reize zu kontrollieren.

Zur Erfüllung der ersten Forderung, dass auf das Präparat gleichwirksame Reize einwirken, bediente ich mich folgender, mir von Herrn Prof. v. Grützner in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellten Vorrichtung, nämlich als Reizquelle eines stark wirkenden Stromes, der dann durch geeignete Widerstände geschwächt wurde.

Schon 1862 hatte Henry[1]), über dessen Arbeiten Du Bois-Reymond berichtet, und kürzlich Locke[2]) gefunden, dass die physiologische Ungleichwertigkeit der Schliessungs- und Öffnungserregung auf der Wirkung des Extrakurrenten beruhe.

Er gibt ferner an, dass, wenn man das Entstehen und Abgleichen des Extrakurrenten erschwert, indem man in den primären Kreis einen grossen Widerstand einschaltet und natürlich durch Vermehrung der Elemente die Stromstärke auf derselben Höhe erhält, der Schliessungsinduktionsschlag dem Öffnungsinduktionsschlag in seinem Verlauf und in seiner physiologischen Wirkung genähert wird, ja ihn sogar noch übertreffen kann. Man kann also eine gleich grosse Schliessungs- und Öffnungsinduktionszuckung erhalten, wenn man im primären Stromkreis zwar eine sehr kräftig wirkende Quelle des elektrischen Reizes (also beispielsweise mehrere nach einander geschaltete Daniell'sche Elemente) verwendet und dann diesen Strom durch einen zwischengeschalteten, nicht induzierbaren Widerstand, der zur bequemen Variirung der Widerstände am besten in einem induktionsfreien Siemens'schen Rheostaten besteht, so abschwächt, dass auch bei der Schliessungserregung der Extrakurrent nicht zur Wirkung gelangt.

Es ist auf diese Art und Weise sogar leicht möglich,

---

1) Du Bois-Reymond, Berliner Akademieberichte 1862. S. 372 und gesammelte Abhandlungen. Bd. 1. S. 228. 1875.

2) F. S. Locke, A method of equalising the »strength«. Proceedings of the Physiological Society. July 5. 1902.

den Schliessungsinduktionsschlag physiologisch wirksamer als den Öffnungsinduktionsschlag zu machen.

Ich benutzte also 3 hintereinander geschaltete Daniells, die den Strom lieferten und in dem Stromkreis war die primäre Spule des Induktionsapparates, eine Poh l'sche Wippe, ein Siemens'scher Stöpselrheostat und ein Quecksilberschlüssel eingeschaltet. Ferner befand sich in diesem primären Stromkreis der unten noch zu beschreibende Unterbrecher. Die sekundäre Spule war mit zwei Platinelektroden in Verbindung gesetzt, auf welchen der Nerv des Nervmuskelpräparates (Gastrocnemius von Rana temporaria) auflag.

Ich prüfte nun zunächst vermittelst eines in die sekundäre Spule eingeschalteten Telephons, ob mit dieser Vorrichtung sich für die Gehörswahrnehmung gleiche Effekte der Schliessungs- und Öffnungsinduktionserregung würden erzielen lassen. Das liess sich leicht dadurch erreichen, dass bei einem gewissen Rollenabstand ein entsprechender Widerstand im Rheostaten gezogen wurde. Verkleinerte man nun den Rollenabstand, so musste naturgemäs der Widerstand im Rheostaten vergrössert werden und umgekehrt. Mit der Verkleinerung des Rollenabstandes wird der Strom verstärkt; je stärker der Strom ist, umsomehr wächst auch der Extrakurrent. Während vorher bei einem Rollenabstand a ein Widerstand c genügt, um die Wirkung des Extrakurrenten auszuschalten, d. h. seine Entwicklung bei der Schliessung zu verhindern, genügt dieser Widerstand c nicht mehr, wenn der Rollenabstand b kleiner als a wird. Denn mit der Verstärkung des Hauptstroms hat auch der Extrakurrent an Stärke zugenommen; er wird durch den Widerstand c nicht mehr an seiner Einwirkung verhindert und er macht sich jetzt bemerkbar, indem die Öffnungsinduktionserregung gegenüber der Schliessungsinduktionserregung prävaliert. Es musste also mit Verkleinerung des Rollenabstandes der Widerstand vermehrt werden.

Es ist nun die Vermutung naheliegend, dass dadurch der Effekt des Reizes überhaupt nicht alteriert wurde, dass also zwei verschiedene Rollenabstände mit ihren zugehörigen Widerständen stets gleich grosse Zuckungen gegeben hätten. Das war jedoch durchaus nicht der Fall; wenn man zwei selbst nur wenig von einander entfernte Fälle nimmt, kann man schon mit dem Ohr zwischen den beiden Paaren von Knacken im Telephon eine Verschiedenheit wahrnehmen.

Natürlich ist diese oberflächliche Prüfung mit dem Telephon eine recht grobe und kann auf Genauigkeit keinen Anspruch erheben. Ich prüfte deshalb die Wirkung der beiden Stromstösse unmittelbar an dem Nervmuskelpräparat und suchte immer eine Anordnung heraus, bei welcher die Schliessung und die Öffnung des primären Stromes gleich hohe Zuckungen des Muskels ergaben. Diese Ströme wurden dann zur Tetanisierung verwendet. Sie waren natürlich untereinander je nach der Stellung der Rollen verschieden und gaben grössere oder kleinere Zuckungen, wurden aber immer paarweise gleich gemacht, so dass zu einem Schliessungsschlag von bestimmter Stärke stets ein gleich wirksamer Öffnungsschlag gehörte.

Damit glaubte ich der ersten Bedingung, physiologisch gleich wirksame Reize zur Anwendung zu bringen, Genüge geleistet zu haben.

Was nun die Erfüllung der zweiten Bedingung, dass ein Reiz von dem andern der Zeit nach gleich abständig sei, anlangt, habe ich schon oben auf die verschiedenen Vorrichtungen dazu kurz hingewiesen. Wenn man Abblendevorrichtungen [1]) anwendet, so hat man im wesentlichen nur für einen gleichmässigen Gang des Unterbrechers zu sorgen. Bei der von mir gebrauchten Methode kann aber sowohl die Schliessungs- als auch die Öffnungserregung benutzt werden und des-

1) Siehe die oben citierten Arbeiten.

halb musste nun noch eine Vorrichtung gefunden werden, die es gestattete einerseits die Reizfrequenz in beliebiger Weise zu variieren, andrerseits doch gleiche Reizintervalle zu erzeugen.

Um dies zu erreichen, bediente ich mich folgender Vorrichtung, die nach Angaben von Herrn Prof. v. Grützner ausgeführt und mir von demselben in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurde.

Über einem Elektromagneten befand sich ein um eine horizontale Axe leicht beweglicher Stab, der unten mit einem Stück weichen Eisens armiert war. An diesem Eisenstück befanden sich an der einen Seite zwei, an der andern Seite eine Platinspitze, die beim Hin- und Herschwingen des Stabes an korrespondierende Platinzungen anstiessen, durch deren Entfernung von einander die Exkursionen des Stabes und damit die Frequenzder Unterbrechungen verändert werden konnte. In die beiden auf einer Seite befindlichen Platinzungen war ein Stromkreismit einem Apparat zur Zeichnung der Reizfrequenz so eingeschaltet, dass beim Anstossen an die Platinzungen der Strom geschlossen und dadurch auf der Trommel des Kymographions eine Marke gezeichnet wurde. Da bei einem Hin- und Hergange des Stabes der Strom des primären Kreises geschlossen und geöffnet wurde, also zwei Reize wirksam waren, während nur eine Marke verzeichnet wurde, so war die Anzahl der Marken zu verdoppeln, um die wahre Reizfrequenz zu erhalten.

An der Axe dieses hin- und herschwingenden Stabes, wie er meines Wissens in dieser Form zuerst von J. R. Ewald konstruiert wurde, befand sich eine durch Schrauben verstellbare Gabel, welche mit zwei gut amalgamierten, scharfen Kupferspitzen in zwei mit Quecksilber gefüllte Näpfchen eintaucht, wodurch der primäre Stromkreis abwechselnd geschlossen und geöffnet wurde.

Es liegt nun nahe, anzunehmen, dass eine gleiche Abständigkeit zwischen Schliessungs- und Öffnungserregung am

einfachsten dadurch zu erreichen sei, dass man die Gabelspitzen so einstellt, dass sie in der Mittelstellung, welche ja leicht festzustellen ist, gerade die Oberfläche des Quecksilbers berühren, weil dann die beiden Gabelspitzen sich gerade so lange im Quecksilber befinden, wie sie ausserhalb desselben sind. Dies stimmt nun nicht; es muss nämlich der Weg, den die Gabelspitzen ausserhalb des Quecksilbers zurückzulegen haben, um einen kleinen Betrag grösser sein, als der während ihres Eintauchens ins Quecksilber zurückgelegte. Das kommt daher, dass durch das Volumen der eintauchenden Gabelspitzen die Oberfläche des Quecksilbers etwas gehoben wird, in ganz geringem Maasse vielleicht auch dadurch, dass durch den Widerstand des Quecksilbers eine Verminderung der Geschwindigkeit der in dasselbe eintauchenden Spitze hervorgerufen wird. Ich prüfte ausserdem, was sehr einfach ist, den zeitlichen Abstand der beiden Induktionsschläge, die natürlich hierzu entsprechend verstärkt wurden, vermittelst der Grützner'schen[1]) elektrolytischen Methode. Erst wenn die von den beiden Strömen auf dem Jodkaliumkleisterpapier gezeichneten Marken gleich abständig waren, schritt ich zu dem Versuche.

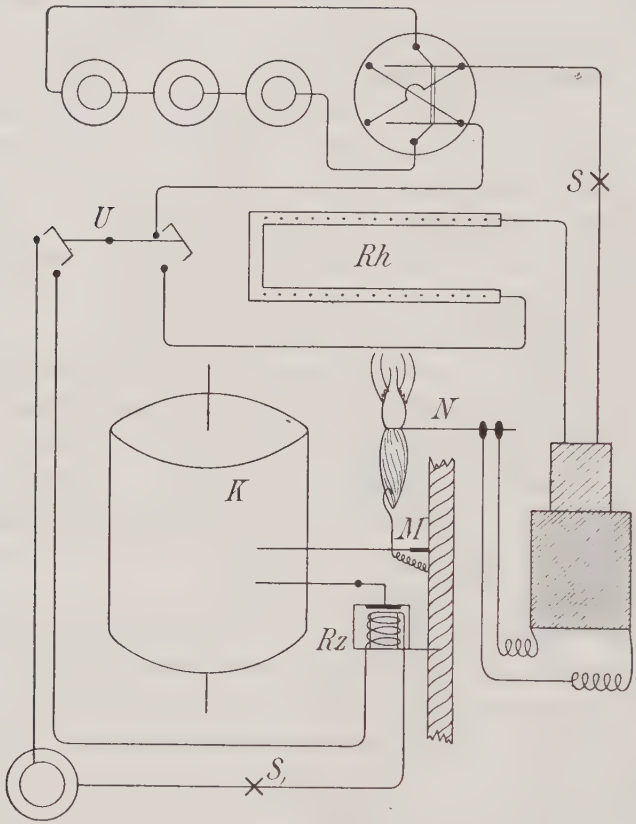
Zur einfacheren Übersicht gebe ich ein Schema der Versuchsanordnung und möchte hinzufügen, dass ich die Versuchsanordnung deshalb etwas genauer beschrieben habe, weil ich sie für die Beurteilung der gewonnenen Resultate für wichtig halte.

Die Versuche wurden nun folgendermassen angestellt:

Nachdem die Schliessungs- und die Öffnungszuckung gleich gross gemacht war, wurde ein frischer Gastrocnemius von Rana temporaria am Grützner'schen Myographion befestigt. Die Federspannung betrug 15 gr, die Schreibhebellänge vom Ansatz des Muskels bis zur Spitze 128,5 mm, der Abstand des Muskelansatzes vom Drehpunkt 33 mm.

1) P. Grützner, a. a. O.

Dann wurde vermittels je eines besondern Stromkreises der Unterbrecher und der Reizzeichenkreis in Tätigkeit gesetzt. Wenn dann die Trommel des Kymographions eine gleichmässige Geschwindigkeit erlangt hatte, wurde der Schlüssel



Rh Rheostat, U Unterbrecher, Rz Reizzeichner, K Kymographiontrommel, SS Schlüssel, M Myographion mit Muskel, N Nerv.

S geschlossen und der Muskel geriet nun in Tetanus. Der Versuch wurde dann bei stärkeren, aber immer untereinander gleichen Schliessungs- und Öffnungsinduktionsreizen wiederholt.

Ich erhielt auf diese Weise mit einander vergleichbare Tetanuskurven und wurde darauf geführt, dass bei einem

frischen Muskel, bei sonst gleichen Verhältnissen eine Verstärkung der Reize ein deutliches Glatterwerden des Tetanus hervorruft, also die Talspitzen kleiner werden. Bei nicht ganz frischem Muskel ist dieses Verhältnis wechselnd, ja es kann bei ermüdeten Muskeln sogar das Gegenteil eintreten.

Zum Beweis lasse ich einige Versuche folgen.

Versuch I.

Gastrocnemius, Rana temporaria.

Zuckungshöhe in mm	Höhe der Zäckchen der Tetanuskurve in mm	Rollenabstand	Widerstand im Rheostaten	Frequenz der Reize pro Sekunde
Z	Z_1	RA	W	F
5,3	3,0	10	100	22
8,5	1,0	8	500	22

Die Masse sind nach 3 Sekunden Dauer des Tetanus genommen.

Versuch 2.

Nach einer Pause von ca. 5 Minuten von demselben Muskel.

Zh	Z_1	RA	W	F
10,9	1,4	8	500	22
11,4	0,5	10	100	22

Masse ebenfalls nach 3 Sekunden Dauer des Tetanus.

Es haben also in diesen Versuchen die stärkeren Reize, welche Zuckungen von 8,5 bezw. 11,4 ergaben, glattere Tetani zur Folge gehabt als schwächere Reize, welche nur Zuckungspaare von 5,3 bezw. 10,9 mm Höhe erzeugten.

Um nun den Einwurf, dass bei dem zweiten Tetanus der Muskel schon ermüdet sei, zu begegnen, nahm ich die beiden völlig frischen Gastrocnemii ein und desselben Frosches und tetanisierte jeden Muskel nur einmal mit verschiedener Reizstärke.

Versuch 3.

Z	Z	RA	W	F	
8,5	0,9	11	70	25	Maasse nach 3 Sekunden Dauer des Tetanus.
11,5	0,4	8	700	25	

Dieser Versuch zeigt also genau dasselbe Verhalten wie oben; ein Vergleich der beiden Kurven zeigte ausserdem, dass bei stärkerer Reizintensität die Tetanuskurve schneller ansteigt und vor allem schon viel früher den Grad von Glätte erreicht, der für diese Reizstärke überhaupt das Maximum darstellt.

Versuch 4.

Gastrocnemius, alles wie vorher.

Z	Z_1	RA	W	F
11,0	0,5	10	120	28
12,2	0,3	8	1200	28

Gleiche Reizfrequenz. Masse nach 3 Sekunden Dauer des Tetanus.

Versuch 5.

Gastrocnemius, alles wie oben.

Alle Masse wieder nach 3 Sekunden Dauer des Tetanus.

Z	Z_1	RA	W	F
10,4	0,4	7,5	1000	28
12,2	0,2	12	45	28

Versuch 6.

Gastrocnemius, alles wie oben.

Z	Z_1	RA	W	F
11,5	3,3	10	100	24
13,0	1,1	10	100	24
15,0	0,6	8	1000	24

Diese Versuche scheinen ja an sich völlig eindeutig und für die oben ausgesprochene Behauptung beweisend zu sein, dass nämlich eine Verstärkung der Reizintensität ein Glatterwerden des Tetanus zur Folge hat. Aber ein sehr wichtiger Faktor ist noch zu berücksichtigen, nämlich die Ermüdung. Es ist ohne weiteres klar, dass beim ermüdeten Muskel, bei dem ja bekanntlich die Zuckungskurve gegenüber der des frischen Muskels verlängert ist, die oscillatorischen Schwankungen im Tetanus nicht mehr so prompt erfolgen, es wird also beim ermüdeten Muskel, natürlich gleiche Reizfrequenz vorausgesetzt, der Tetanus auch bei kleineren Zuckungshöhen glatter sein können als bei grösseren, wenn nämlich die kleineren Zuckungshöhen mit dem höheren Ermüdungsgrad zusammenfallen. Als Beweis diene folgender Versuch.

Versuch 7.

Gastrocnemius, alles wie vorher.

Z	Z_1	RA	W	F
14,7	0,7	12	ca. 100	25
15,0	0,6	10	id.	25
12,7	0,4	8	id.	25
8,7	0,2	12	id.	25

Die Masse sind erst nach 5 Sekunden genommen. Reizfrequenz pro Sekunde 25.

In diesem Versuch war der Rheostatenwiderstand ersetzt durch einen ca. 100 Ohm betragenden Zinksulfatwiderstand und jeder Tetanus dauerte ca. 6 Sekunden.

Nach diesem Versuche liegt es nahe einzuwenden, das was ich als Wirkung der Verstärkung der Reizintensität aufgefasst habe, habe mit der Verstärkung der Reizintensität nichts zu tun, sondern sei lediglich Ermüdungserscheinung. Dagegen verweise ich jedoch auf meinen Versuch 3 auf S. 50; hier sind es zwei ganz frische, gleichstarke Muskeln desselben

Tieres und auch hier ist der glättende Einfluss der Verstärkung der Reizintensität unverkennbar.

Man kann also sehr leicht, wenn man wie das ja die Regel ist, von schwächeren zu stärkeren Reizen übergeht finden, dass die späteren Tetani unter allen Umständen glatter werden, mag man die Reize verstärken oder schwächen. Der ermüdete Muskel — und ein einmaliger längerer Tetanus wirkt schon ermüdend — ist eben träger.

Ich selbst erachte diese Versuche noch nicht als abgeschlossen und behalte mir vor, dieselben weiter fortzuführen und zu erweitern. Für mich jedoch steht fest, dass die Grützner'sche Auffassung der Sachlage in der Regel das Richtige trifft, aber vorläufig fehlt mir leider die Zeit, um durch völlig einwandfreie Versuche die Richtigkeit dieser Auffassung als allgemein gültig hinstellen zu können.

Einem Einwand ist noch zu begegnen:

Kohnstamm betont in seiner oben citierten Arbeit, dass er »wenigstens für Rana esculenta an seiner Ansicht festhalte«. Ich habe nun mit Rana temporaria experimentiert; trotzdem glaube ich, dass zwischen zwei so nahe verwandten Tierspezies kein prinzipieller Unterschied obwalte. Ich würde selbstverständlich nun auch Esculenten gebraucht haben, wenn mir dieselben in genügender Menge zur Verfügung gestanden hätten. Dieselben waren aber zur Zeit nicht zu beschaffen und deshalb habe ich mich auf einige wenige Versuche mit Rana esculenta beschränken müssen; da dieselben aber von den Resultaten bei Rana temporaria nicht abwichen, glaube ich einen prinzipiellen Unterschied im Verhalten der Muskeln beider Froscharten verneinen zu können.

Zusammenfassung.

Als die wesentlichsten Ergebnisse meiner Untersuchungen möchte ich folgendes ansehen:

1) Bei der Ausführung von Untersuchungen und Versuchen nach dem isometrischen Verfahren ist es von der allergrössten Wichtigkeit, eine Dehnung der den Muskel mit dem Apparat verbindenden Fäden zu vermeiden, weil schon geringe nahezu widerstandslose Verlängerungen des Muskels um Bruchteile eines Millimeters beziehungsweise eben solche Verkürzungen bei seiner Tätigkeit die Ergebnisse in hohem Masse verändern.

2) Der Muskel erreicht eine um so höhere Spannung, je grösser von Anfang an der Widerstand ist, gegen den der Muskel ankämpfen muss, d. h. für meine Untersuchungen, je kürzer und stärker die Feder ist, die der Muskel zu verdrehen hat.

3) a. Beim frischen normalen Muskel gut genährter Tiere erreicht der Muskel ein und dieselbe maximale Endspannung, gleichgültig, ob die Anfangsspannung, — natürlich innerhalb gewisser Grenzen — um einen grösseren oder kleineren Betrag vermehrt wird, wenn gleichzeitig durch eine kurze und starke Feder für einen genügend grossen der Verkürzung sich entgegenstellenden Widerstand gesorgt ist.

b. Der ermüdete oder nicht ganz frische Muskel zeigt dieses erste Spannungsmaximum nicht; denn, abgesehen von den absolut niedrigeren Spannungswerten, bewirkt bei ihm Vermehrung der Anfangsspannung eine kontinuierliche Zunahme der Endspannungen.

4. Meine Versuche über die Abhängigkeit des Glatterwerdens des Tetanus von der Reizintensität beweisen zwar noch nicht sicher, lassen aber doch mit grösster Wahrscheinkeit (ich verweise vor allem auf Versuch 3 des dritten Teiles) annehmen, dass eine Verstärkung der tetanisierenden Reize

ein Glatterwerden des Tetanus zur Folge hat, wobei ich gern zugebe, dass sicher unter sehr vielen Bedingungen, von denen mir eine selbst geringfügige Ermüdung die wichtigste zu sein scheint, stärkere Reize weniger glatte Tetani zur Folge haben können.

Zum Schluss erfülle ich noch eine angenehme Pflicht, indem ich meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. v. Grützner für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für seine stets in liebenswürdigster und wohlwollendster Weise gewährte Unterstützung mit Rat und Tat meinen verbindlichsten und aufrichtigsten Dank ausspreche.

Lebenslauf.

Ich, JOHANNES JULIUS KARL HARTMANN wurde am 13. August 1878 zu Zwickau, Sachs., geboren. Nach Absolvierung des Gymnasiums meiner Vaterstadt bezog ich am 1. April 1898 die Universität Tübingen, um Medizin zu studieren. Vom 1. April bis 1. Oktober 1898 genügte ich meiner Dienstpflicht beim Infanterie-Regiment Nr. 180 in Tübingen. Ende des Wintersemesters 1899/1900 bestand ich zu Tübingen die ärztliche Vorprüfung und wandte mich dann nach Kiel und München. Vom Wintersemester 1901/02 ab studierte ich wieder in Tübingen und legte im Wintersemester 1902/03 vor der ärztlichen Prüfungskommission zu Tübingen das medizinische Staatsexamen ab. Meine Approbation ist datiert vom 18. März 1903. Gegenwärtig diene ich mein zweites halbes Jahr als Einjährig-Freiwilliger Arzt beim 1. Bataillon des 10. Kgl. württ. Inf.-Regiments Nr. 180 zu Tübingen.